



El Colegio de La Frontera Sur

**Estructura y composición de bosques en paisajes  
manejados de Los Altos de Chiapas**

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de  
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural  
Con orientación en Ecología Vegetal

Por

**Nathaline Elena Taylor Aquino**

**2016**



# El Colegio de la Frontera Sur

\_\_\_\_\_, \_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ de 20 \_\_\_\_.

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:

\_\_\_\_\_

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada

\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_

para obtener el grado de **Maestro (a) en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

Nombre		Firma
Director/a	Dr. Neptali Ramírez Marcial	_____
Asesor /a	Dr. Bruce G. Ferguson	_____
Asesor /a	Dr. Miguel Ángel Castillo Santiago	_____
Sinodal adicional	Dra. Suria Gisela Vasquez Morales	_____
Sinodal adicional	Dr. Darío Alejandro Navarrete Gutiérrez	_____
Sinodal suplente	Dr. Fabien Charbonnier	_____

“Una vez uno de mis amigos me dijo que si algunos aseguraban que la tierra rotaba de este a oeste y otros que rotaba de oeste a este, siempre habría un grupo de bien intencionados ciudadanos que sugerirían que quizá haya algo de verdad en ambos lados, y que puede haber un poco de uno y otro poco de otro; o que probablemente la verdad está entre los extremos y quizás no rote en absoluto.

**Sir Maurice G. Kendall (1907-1983)**

"La mayoría de la biodiversidad del mundo no está dentro de reservas protegidas patrulladas, sino en paisajes manejados por gente local. La mayor parte de la biodiversidad está en aguas y tierras manejadas por grupos tradicionales marginales a la economía mundial."

**Janis Alcorn**

¿Un bosque es solo un conjunto de árboles?

“Los árboles y los bosques, tenían vida como los seres humanos y los animales, pero no se movían de un lugar a otro; como las montañas y las piedras parecían inmóviles, pero al mismo tiempo podían cambiar y balancearse.” “La abundancia o la escasez de árboles en una localidad determina su imagen y en el papel que se les atribuye”.

**Judith Crew 2005**

## **AGRADECIMIENTOS**

Antes que a nadie agradezco a mi familia por estar siempre apoyando mis locuras con tanta paciencia, a mi abuela y padre (quienes físicamente no están pero recurro a ellos en pensamiento), a mi hermano, al enano y a la enana, al tío Mundo y a Allen, y especialmente a mi mamá y a mi tía por escuchar y leer infinidad de veces la tesis. A mis amigos por estar a mi lado y compartir siempre una linda sonrisa. Al Dr. Raúl Vaca por la gran ayuda en el proceso de construcción de muchas ideas para este trabajo y acompañarme en este largo proceso de aprendizaje, que sin él no hubiera sido posible.

Al Dr. Neptalí Ramírez Marcial por ser mi tutor una vez más, y aguantar mis preguntas sin fin, gracias por ayudarme a crecer académicamente y como persona. A mis asesores el Dr. Bruce Ferguson y Dr. Miguel Ángel Castillo-Santiago por sus valiosos comentarios para esta tesis. A Miguel Martínez Icó por ser mi maestro en campo, su amplio conocimiento de la vegetación de Chiapas permitió realizar en gran parte esta tesis, le agradezco por compartir tantas experiencias y sonrisas. A todo el equipo de trabajo en especial a Hermilo Noé Cruz García, Mario Zuñiga, Henry Castañeda Ocaña, Alfonso Luna Gómez y Nicolás Ruíz por el apoyo en la búsqueda de información en la biblioteca y fuera de ella la cual enriquece esta tesis, por compartir largas platicas que si ellas esto no hubiera sido tan divertido.

A El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) por brindarme su confianza y apoyo. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por brindarme una beca para continuar mis estudios. Agradezco a todos aquellos involucrados en el levantamiento de inventarios florísticos usados para esta tesis. El apoyo económico proporcionado en distintos momentos por los Fondos Mixtos (FOMIX-CHIS-2002-C01-4640), Fondos Sectoriales (SEMARNAT-2002-01-C01-00048) del CONACyT, el Fondo Institucional de Fomento Regional para el Desarrollo Científico, Tecnológico y de Innovación (FORDECYT) a través del Convenio 116306, y a la Comisión de Comunidades Europeas (proyectos SUCRE y

BIOCORES), así como a los fondos federales otorgados a ECOSUR.

## INDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
OBJETIVOS.....	5
HIPÓTESIS.....	6
MATERIAL Y MÉTODO.....	7
Área de estudio.....	7
Inventarios forestales.....	10
Análisis.....	13
RESULTADOS.....	14
Descripción general del bosque.....	14
Patrones de aprovechamiento forestal e intensidad de extracción.....	15
Dominancia de pino asociada al aprovechamiento forestal.....	19
Análisis de Correspondencia Canónica (CCA).....	22
DISCUSIÓN.....	24
CONCLUSIÓN.....	28
LITERATURA CITADA.....	29
ANEXO.....	37

## RESUMEN

El disturbio en los bosques de Pino-Encino de Los Altos de Chiapas asociado al uso del suelo, se relaciona con un aumento en la dominancia de pinos y la reducción de otros componentes florísticos. Este estudio explora la relación entre esta dominancia y otros atributos de bosques manejados tradicionalmente para la extracción forestal a través de la tala selectiva. Mediante el análisis de la composición y estructura de la vegetación obtenida de 153 inventarios forestales ubicados en 20 localidades de seis municipios se analiza la relación entre la intensidad y forma de tala sobre la composición y estructura de la vegetación utilizando modelos aditivos generalizados y análisis multivariados, a nivel de toda la región de Los Altos de Chiapas. Se registró un total de 95 especies de árboles, incluidas en 62 géneros y 47 familias. Del total, 22 fueron especies del dosel y 73 del sotobosque. Se registraron un total de 1348 tocones, estos se usaron como indicadores del uso forestal. Los patrones de extracción son heterogéneos en el área de estudio. Nuestros resultados indican que la mayor remoción de área basal favorece un proceso de dominancia de pino, esta dominancia no es una constante y depende de las diferentes formas de extracción. Los patrones actuales de uso forestal en los Altos de Chiapas son insostenibles, sin embargo, a pesar de la larga historia de uso forestal a nivel regional la riqueza de especies se mantiene, y a nivel local la ausencia de muchas otras especies de árboles se explica por la forma de uso forestal donde se promueve la regeneración de especies de rápido crecimiento y mayor valor económico como el pino.

*Palabras clave:* Aprovechamiento forestal, dominancia, pinarización, sucesión secundaria.

## ABSTRACT

Increasing pine dominance in the Pine-Oak forest of the Highlands of Chiapas ascribed to land use regimes. This study explores the relationship between pine dominance and other structural attributes of traditionally managed forest in the region, and, in particular, the structure and composition of the forest use for selective logging. We describe patterns of selective logging in terms of structure and composition of the stumps. We then construct empirical models to evaluate the relation between the intensity of use and pine dominance, as well as the relation between the intensity of forest use and tree community structure and composition. The 153 forest inventories were distributed in 20 localities in 6 municipalities, representing a total area of 13.46 hectares. Ninety-five species of trees were registered in 62 genera and 47 families. Twenty-two were forest canopy species and 73 were understory species. We also registered 1348 stumps as indicators of forest use. Patterns of extraction are highly variable in the study area. We found that there is a relationship between intensity of wood extraction and the pine dominance, but pine dominance is not constant across the different types of wood extraction. Pine dominance is related with pine extraction where there is higher basal area removed. These results demonstrate that current patterns of forest use in the Highlands of Chiapas are unsustainable. Although at the regional scale species composition is maintained, at local level some tree species are eliminated by selective logging and the promotion of rapidly growing, valuable species like pine.

Key words: Dominance, forest harvest, pinetization, secondary succession.



## INTRODUCCIÓN

El aprovechamiento forestal modifica el bosque en cuanto a su estructura, composición y dinámica de crecimiento (Folke et al. 2004), creando condiciones de desarrollo para especies de mayor importancia económica y disminuyendo la proporción de especies de importancia ecológica (Quevedo 1986; Bautista 2014). Aunque este modelo de manejo del bosque maximiza la producción forestal, no es posible aplicarlo en diversas zonas de manejo forestal comunitario, en donde el bosque es parte de los medios de vida campesina y proporciona diversos productos y servicios a las poblaciones circundantes.

En los ecosistemas de montaña en México, la estructura de los árboles del dosel determina gran parte de la composición de especies del interior forestal (González-Espinosa et al. 1991, 2006, 2008). Por lo tanto, los cambios en la dominancia de especies en el dosel anteriormente ocupados por *Quercus* spp. en favor de especies de *Pinus* spp. se acompaña de una reducción en la riqueza y abundancia de arbustos y árboles del sotobosque, con una alta sustitución de especies de herbáceas (González-Espinosa et al. 1991; Quintana-Ascencio y González-Espinosa 1993; Galindo-Jaimes et al. 2002). Este recambio de especies dominantes se ha descrito como parte de la dinámica de sucesión ecológica (Golicher y Newton 2007), sin embargo cuando este disturbio es persistente, los pinares resultantes frecuentemente presentan suelos menos fértiles (por ej., menor contenido de materia orgánica y de nitrógeno, pH menos ácido y baja capacidad de intercambio de cationes) y microclimas con condiciones más extremas (Ramírez-Marcial et al. 2001; Camacho-Cruz et al. 2002; Galindo-Jaimes et al. 2002), lo que altera las condiciones de regeneración degradando el bosque a largo plazo.

En los Altos de Chiapas, los patrones de uso local del suelo generan un paisaje fragmentado que incluye pequeñas parcelas de maíz y pastizales mezclados con rodales de bosques primarios y secundarios. Los bosques secundarios son el resultado de las prácticas agrícolas milenarias asociadas a la agricultura itinerante de roza, tumba y quema. Las prácticas de tala selectiva se encuentran poco estudiadas tanto en los bosques primarios como secundarios en la región, sin embargo es ampliamente

conocida la necesidad de uso del recurso forestal. El bosque es un recurso muy importante para la población rural y urbana en esta región, de él se obtiene leña, carbón, material para construcción, productos no maderables, por ejemplo plantas medicinales, y servicios ambientales como retención de suelo y captación de agua (Calderón-Cisneros et al. 2012; POET-SCLC 2015). Además, los bosques significan la obtención de recursos monetarios para la población local (Alemán-Santillán 1989; Cortina et al. 2006). La disponibilidad de recursos del bosque está dada por la composición y estructura de la vegetación, ya que por lo general no se llevan a cabo planes de manejo a largo plazo (Alemán-Santillán 1989; González-Espinosa 2005; Golicher y Newton 2007).

Tomando en cuenta lo anterior, las preguntas de investigación planteadas para el presente estudio fueron ¿cómo es la forma de extracción forestal de las comunidades rurales? y ¿cuál es la relación entre las formas de aprovechamiento forestal con la composición y estructura del bosque? Partimos de suponer que la forma e intensidad del aprovechamiento forestal mediante la tala selectiva genera una reducción de especies y la estructura de la vegetación se modifica favoreciendo la dominancia de especies de *Pinus*. Inferimos que estos cambios a largo plazo conllevan a una degradación de la estructura de la vegetación, con efectos adversos sobre la provisión de los bienes y servicios derivados del bosque que son necesarios para el desarrollo local y regional. Como primer paso se describe la forma de uso asociada a la tala selectiva, usando los tocones registrados en una muestra de inventarios forestales. Posteriormente se analiza la relación entre la intensidad y forma de tala sobre la composición y estructura de la vegetación utilizando modelos aditivos generalizados y análisis multivariados.

## OBJETIVO GENERAL

Analizar la estructura y composición de la vegetación arbórea en los bosques de Pino-Encino en Los Altos de Chiapas sobre un rango de condiciones de aprovechamiento forestal.

## OBJETIVOS PARTICULARES

(1) Describir los patrones de uso de las especies maderables (*Pinus* spp., *Quercus* spp. y latifoliadas diferentes a *Quercus* spp.), tomando en cuenta la estructura (diámetro y composición) de los tocones registrados en parcelas donde se presenta la tala selectiva.

(2) Analizar la influencia de la intensidad de tala de *Pinus* spp., *Quercus* spp. y latifoliadas diferentes a *Quercus* spp. sobre la composición florística y estructura del bosque de Pino-Encino.

## HIPÓTESIS

La tala selectiva genera cambios en la composición y estructura de la vegetación favoreciendo la dominancia de especies del género *Pinus* spp. lo que conlleva a una reducción en la riqueza y dominancia de especies de hábitats sucesionales tardíos, simplificando la complejidad estructural y funcional de este tipo de bosque, con implicaciones en la provisión de bienes y servicios necesarios para el desarrollo humano local y regional.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El área de estudio comprende de 20 localidades en 6 municipios de la parte central del estado de Chiapas, México: Chanal, Huixtán, Las Margaritas, San Cristóbal de Las Casas, Tenejapa y Teopisca (Programa Regional de Desarrollo 2010) (Fig. 1). Estos municipios se ubican en la región fitogeográfica y socioeconómica de Los Altos de Chiapas con excepción del municipio de Las Margaritas el cual pertenece a la Región Meseta Comiteca Tojolabal (INEGI 2010). La región de estudio está incluida dentro de los paralelos 16°15' - 17°10' latitud norte y 91°45' - 92° 50' longitud oeste, a una altitud de 1500 – 2840 m; con una extensión territorial de 3,717.08 Km<sup>2</sup> (5.02% de la superficie estatal; INEGI 2010).

El clima incluye dos tipos principales, según la clasificación de Köppen, modificada por García (1988); templado subhúmedo y templado húmedo con veranos frescos, prolongados y lluviosos, con periodos de sequía o ausencia de lluvias durante los meses de julio y agosto llamados canícula, se presentan heladas durante el invierno. La temperatura media anual varía entre 12° y 18° C, y la precipitación media anual oscila entre 1100-1600 mm (> 80% de la precipitación ocurre en el verano).

El área de estudio está formada por un macizo de roca caliza. El suelo está principalmente compuesto por rendzinas delgadas, acrisoles húmicos profundos y luvisoles crómicos infértiles (INEGI 2010). El potencial agrícola de suelos en Los Altos es moderado, permite una agricultura de temporal con casi seis meses de sequía y de bajo rendimiento en las partes altas, en los valles la agricultura presenta mejores rendimientos obteniendo dos cosechas al año en parte por los suelos fértiles (Cortina 2007). Los bosques en Los Altos de Chiapas han sido severamente fragmentados y reducidos en su extensión, resultando en un paisaje compuesto por una mezcla de bosques secundarios, vegetación arbustiva, pastizales, áreas de cultivos e infraestructura urbana (De Jong et al. 1999; Ochoa-Gaona y González-Espinosa 2000; Figueroa-Jauregui et al. 2011). A pesar de las altas tasas de deforestación aún persiste una matriz de cobertura forestal considerable de 50 % hasta el 2006 (Vaca et al. 2012).

Los bosques de Pino-Encino de esta región contienen una alta diversidad de especies de árboles respecto a otras comunidades similares del centro y norte de México (Rzedowski 1978). Esta región contiene 30% de las poco más de 9000 especies de plantas vasculares estimadas para Chiapas (Breedlove 1973), incluyendo entre 220 a 400 especies de árboles (González-Espinosa et al. 1995), específicamente 11 especies de pinos y 23 de encinos (Alba-López et al. 2003; González-Espinosa et al. 2006).

El bosque de Pino-Encino de Los Altos tiene una larga historia de uso (Collier 1977, Cortina 2008). Los más importantes son la extracción de recursos forestales como leña, carbón, madera, plantas de ornato y medicinales, además de la alimentación del ganado y actividades recreativas y turísticas. Los principales elementos maderables utilizados son especies de *Pinus* y *Quercus*. Los pinos se utilizan en la industria de la construcción lo cual refleja un ingreso económico directo a través del comercio de la madera, tanto legal como ilegal (Alemán-Santillán 1989; Montoya-Gómez 1995, Golicher y Newton 2007). Por otro lado, los encinos se utilizan como leña para cocinar, dado que su madera es densa y se quema lentamente. La población rural depende casi exclusivamente de esta fuente para obtener calor y cocinar (Calderón 2012, Ramírez-López et al. 2012). Además también se utilizan para la producción de carbón a cielo abierto (Alemán-Santillán 1989; Montoya-Gómez 1995).

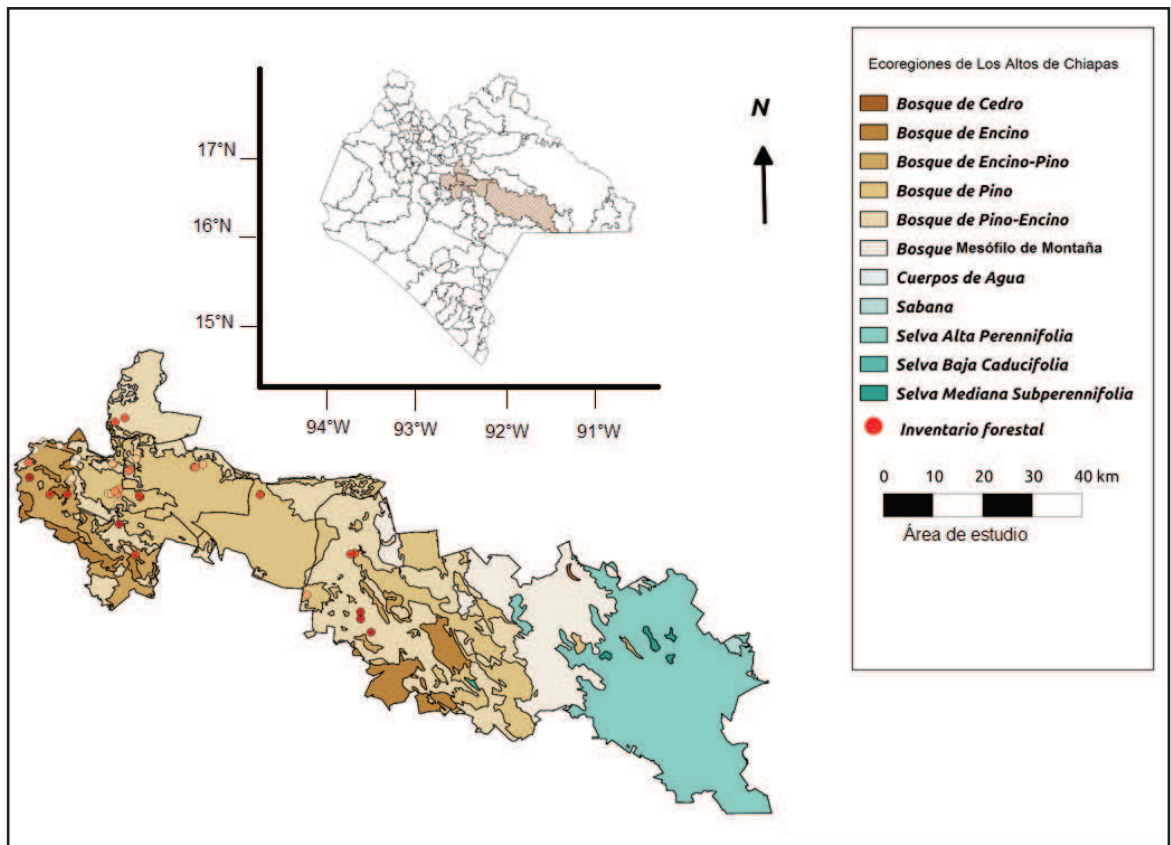


Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio y disposición de los inventarios forestales. La región de estudio está incluida dentro de los paralelos 16°15' - 17°10' latitud norte y 91°45' - 92° 50' longitud oeste. Se muestran los principales tipos de vegetación (INEGI 2010), modificado para Chiapas por el Laboratorio de Información Geográfica y Estadística de ECOSUR, unidad San Cristóbal de La Casas, Chiapas.

La región de Los Altos, históricamente se ha caracterizado por ser de economía campesina, y por aportar la fuerza laboral empleada para el desarrollo del estado (Aubry 1998; Viqueira y Ruz 2004). Esta región tiene una gran diversidad cultural, los principales grupos sociales desde tiempos pre-Colombinos son Mayas Tsotsiles y Tseltales (Collier et al. 1994; Rus 2012). Se encuentra densamente poblada en localidades dispersas con un promedio de 203 personas por km<sup>2</sup>, la población total en la región hasta el año 2010 fue de 601,690 habitantes. En el cuadro 1 se muestran algunas características socio-económicas de los municipios del área de estudio, así

como el porcentaje de cobertura forestal presente hasta el año 2006.

Cuadro 1. Resumen general socio-económico y cobertura forestal por municipio de la región de Los Altos de Chiapas, incluidos en el estudio. SCLC = San Cristóbal de Las Casas, Superficie en km<sup>2</sup>, (INEGI 2010), Población en 2010 (INEGI 2010), Densidad poblacional 2010 (INEGI 2010), Población rural (INEGI 2010), PEA = población económicamente activa (CEIEG 2010), Cobertura forestal 06 (%) (Vaca et al. 2012).

Municipio	Superficie Km <sup>2</sup>	Población total 2010	Densidad poblacional 2010	Población rural (%)	PEA	Cobertura forestal 2006 (%)
SCLC	391	185917	475	15	74452	51.8
Huixtán	337	21507	63	100	6751	52.45
Chanal	444	10817	24	35.21	2715	74.86
Teopisca	274	37607	137	49.41	12131	68.01
Tenejapa	192	40268	209	93.78	11616	65.68
Las Margaritas	3150	111484	35	78.52	34264	68.60

El 41 % de los habitantes de las zonas rurales de Los Altos viven en ejidos y tierras comunales donde la propiedad es de carácter social (INEGI 2010). Mediante la reforma agraria el estado otorgó dichas tierras a grupos de campesinos que tienen el derecho de uso de las mismas sin ser propietarios privados (Cortina 2008, Figueroa-Jauregui et al. 2011). De acuerdo a la ley de la Reforma Agraria, las tierras comunales comprenden un territorio que pertenece a una o varias comunidades, el control de la tierra se rige por una asamblea de comuneros, la cual es elegida por autoridades tradicionales. Lo bienes comunales se dividen en parcelas que son utilizadas temporalmente de acuerdo al sistema de roza-tumba y quema, estas tierras pertenece a todos los comuneros, no tiene un carácter de propiedad privada. Se permite el usufructo vitalicio de algunas parcelas en beneficio de los comuneros y sus familias, quienes pueden heredarlas o intercambiarlas entre los miembros de la comunidad. Los ejidos se constituyen por tierras que fueron reconocidas a comunidad que poseían documentos



de la época colonial que acreditaran la propiedad de la misma, pero que en la praxis, operan y se organizan bajo las reglas de las tierras comunales (Cámara de Diputados 2003).

## **Inventarios forestales**

Se consultaron los inventarios forestales registrados en distintos momentos y localidades de la región disponibles a través del grupo de conservación y restauración de bosques en El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) (González-Espinosa et al. 1995 a,b, De Jong et al. 1999, Galindo-Jaimes et al. 2002, Fernández-Pérez et al. 2013). Se obtuvieron un total de 253 inventarios forestales ubicados en varias localidades que incluyen diferentes tipos e intensidades de aprovechamiento forestal. Se realizó una selección de estos inventarios para obtener datos referentes a bosques manejados para la actividad forestal que no provinieran de una sucesión secundaria dada por una completa deforestación del rodal en algún momento.

Se eligieron 153 inventarios forestales que cumplieron los criterios de selección. Los inventarios representan una superficie de 13.96 ha se encuentran distribuido de la siguiente forma: San Cristóbal de Las Casas (79 IF), Huixtán (36 IF), Teopisca (5 IF), Tenejapa (6 IF), Chanal (6 IF), y Las Margaritas (21 IF). Cincuenta y nueve IF se localizan dentro de propiedad ejidal, 52 IF en propiedad privada, 25 IF en propiedad de la nación, y 23 IF bajo tenencia no determinada. Cada rodal se muestreo dentro de parcelas cuadradas de 0.09 a 0.1 ha. En cada parcela se midieron e identificaron todos los individuos juveniles de 5 - 10 cm DAP (diámetro a la altura del pecho) en subparcelas de 100 m<sup>2</sup>, los árboles pequeños ( $\geq 10$  - 20 cm de DAP) en las subparcelas de 400 m<sup>2</sup> o 500 m<sup>2</sup> y los árboles adultos ( $>20$  cm de DAP) en las parcelas de 900 m<sup>2</sup> o 1000 m<sup>2</sup>.

Adicionalmente al muestreo de árboles vivos, en cada parcela también se registró el número de tocones de pinos, encinos y otras latifoliadas diferentes a *Quercus* spp. En las 13.96 hectáreas inventariadas se contabilizaron 1348 tocones con un área basal de 134.8 m<sup>2</sup>. El 29% corresponden a individuos del género *Quercus* con un área basal (AB) total de 29.61 m<sup>2</sup>; 48% tocones del género *Pinus* (92.07 m<sup>2</sup> de AB) y 22%

tocones de otras especies (13.11 m<sup>2</sup> de AB). La densidad y el diámetro de los tocones se utilizaron para describir la forma de aprovechamiento forestal (la extracción de las especies forestales y su diámetro de corta). Se registró la ubicación geográfica de cada parcela a través de un geoposicionador, y se tomaron datos referentes al tipo de disturbios humanos: presencia de pastoreo, evidencia de quemados o incendios, información referente al corte total de la vegetación y reforestación con especies maderables.

La información de todos los inventarios se concentraron en una base de datos única para su verificación taxonómica y geográfica mediante el uso del gestor de bases de datos pgAdmin (<http://www.pgadmin.org/>) (PostgreSQL-PostGIS), así como en un conjunto de clientes de SIG de escritorio que facilitan el análisis y la visualización de datos con el programa R (<http://www.r-project.org/>) y QuantumGIS (<http://www.qgis.org/>).

Los pasos seguidos fueron:

1.- Para actualizar la nomenclatura taxonómica de las especies se utilizó un sistema de cruzamiento de información diseñado para la base de datos de BIOTREE-NET (<http://www.biotreenet.com>), pero que actualmente puede usarse para cualquier base de datos florística con la rutina "Taxonstand" en el programa R (Cayuela et al. 2012). Esta rutina realiza la búsqueda automatizada de nombres en las listas de especies válidas contenidas en la base de datos florística mundial "The Plant List" (<http://www.theplantlist.org/>).

2.- Se actualizaron todos los inventarios forestales con la lista de especies taxonómicamente válidas.

3.- Se estructuró la base de datos y se integró información recopilada de la forma de vida y estatus sucesional para cada especie (González-Espinosa y Ramírez-Marcial, 2013).

4.- Se calcularon los valores estructurales de la comunidad vegetal (área basal, densidad, riqueza e índice de valor de importancia (IVI)) para cada sitio de muestreo, el IVI se utiliza para el análisis de los parámetros ecológicos ya que es un buen descriptor de la importancia de la especie en la comunidad, este se calculó en base a la

dominancia (área basal) y densidad. Debido a las diferentes medidas de área entre los inventarios, se decidió por presentar la información con base en un área estandarizada de (0.1 ha).

## **Análisis de datos**

Se utilizó la estadística descriptiva para analizar la forma y tipo de extracción forestal a través del número y tamaño de los tocones. Cada tocón se clasificó con base en el uso diferenciado de las especies, se agruparon de la siguiente manera: 1) *Pinus* spp. (grupo TP), se asocia con la extracción para fines maderables, 2) tocones de *Quercus* spp. (grupo TE) asociados al uso de combustible (leña o carbón) y, 3) el resto de las latifoliadas diferentes a *Quercus* spp. (grupo T), las cuales son usadas comúnmente solo para leña. Se calcularon las frecuencias del área basal y abundancia de tocones por grupo, así como el número de individuos y área basal por rango diamétrico para describir la forma de extracción de estos elementos.

Para evaluar la relación entre la forma de extracción y la dominancia de pinos se usan modelos de regresión no lineal y no paramétricos llamados Modelos Aditivos Generalizados (GAM por sus siglas en inglés). Los modelos GAM permiten hacer inferencias de relaciones no lineales entre las variables, actualmente es común su uso en los estudios ecológicos. Los modelos GAM modelan la relación entre las variables de respuesta y las explicativas, las cuales no tienen una estructura paramétrica semejante, sino que se ajusta de forma particular a través de funciones gráficas (el predictor lineal). Este predictor lineal es una combinación de funciones no lineales de dichas variables explicativas, que permite introducir en el modelo todo tipo de efectos y relaciones no lineales entre variables (Hastie y Tibshirani 1990). La ventaja de esta aproximación analítica es su gran flexibilidad para modelar relaciones complejas entre las variables de respuesta y las predictivas (Leathwick et al. 2006). Para dicho análisis se tomó cuenta la relación de la extracción total en términos de área basal de tocones y la extracción de individuos del grupo TP (*Pinus* spp.) con en el área basal y la abundancia de los individuos vivos de *Pinus* en cada parcela.

Adicionalmente se utilizó una técnica de ordenación de comunidades ecológicas,

con el análisis de correspondencia canónica (Canonical Correspondance Analysis, CCA) propuesta por Legendre & Legendre (1998), se describe la relación entre sitios a lo largo de un gradiente de intensidad de corta (área basal extraída) tomando en cuenta la estructura de la vegetación expresada como el valor de importancia relativa de las especies (VIR) (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). El CCA es una técnica de ordenación directa y representa una regresión múltiple donde la composición de especies es directamente relacionada con las variables de respuesta. Así mismo, es eficaz aun cuando no se cumple el supuesto de respuesta unimodal de las especies en los diferentes gradientes (Palmer 1993). Esta es una técnica multivariada que permite representar en un espacio geométrico de pocas dimensiones las proximidades existentes entre un conjunto de objetos condicionado por una serie de variables predictoras.

Con el CCA se evaluó la relación de la composición y estructura de cada parcela de inventario forestal con las diferentes formas de extracción asociadas a los diversos grupos de tocones (grupos TP, TE y T), 1) *Pinus* spp. (grupo TP), se asocia con la extracción para fines maderables, 2) tocones de *Quercus* spp. (grupo TE) asociados al uso de combustible (leña o carbón) y, 3) el resto de las latifoliadas diferentes a *Quercus* spp. (grupo T) estas presentan diferentes usos tales como para leña, madera, medicinales entre otras. El análisis consideró 95 especies con 3 variables de extracción forestal. Estos análisis se realizaron mediante la rutina “Vegan” (Oksanen 2013) en el programa R (R Development Core Team, 2005).

## RESULTADOS

### **Descripción general de los bosques estudiados**

Se registró un total de 95 especies de árboles y arbustos con un DAP >5 cm, incluidas en 62 géneros y 47 familias. Veintidós especies pueden ser consideradas como especies del dosel y 73 del sotobosque. En el anexo 1 se provee un listado

detallado de las especies registradas, su estado sucesional y forma de vida. El número de especies por parcela varía de 2 a 21, con una media de 9 especies. El área basal mínima calculada para los sitios inventariados fue de 7 m<sup>2</sup>/ha y la máxima de 91 m<sup>2</sup>/ha con una media de 49 m<sup>2</sup>/ha. La abundancia de individuos varió de 100 a 859 por hectárea con una media de 303 ind/ha.

### **Patrones de aprovechamiento forestal e intensidad de la tala**

Los patrones de extracción en cuanto a la estructura de corte presentaron una alta variabilidad entre las parcelas. En los gráficos 2 y 3 se muestra la heterogeneidad de formas de extracción a lo largo de la región, cada parcela registrada tiene su propia dinámica de corta, se presentan sitios donde se extraen casi exclusivamente encinos como en las parcelas 137 a la 142 ubicadas en el municipio de Huixtán, las parcelas donde se corta casi exclusivamente encino comprenden un 19% de las 153 parcelas inventariadas (figura 2). La extracción de pino se realiza en el 90% de las parcelas contribuyendo a la mayor cantidad área basal removida, la extracción de latifoliadas diferentes a encinos es menos evidente tomando en cuenta los tocones como indicador de uso del bosque.

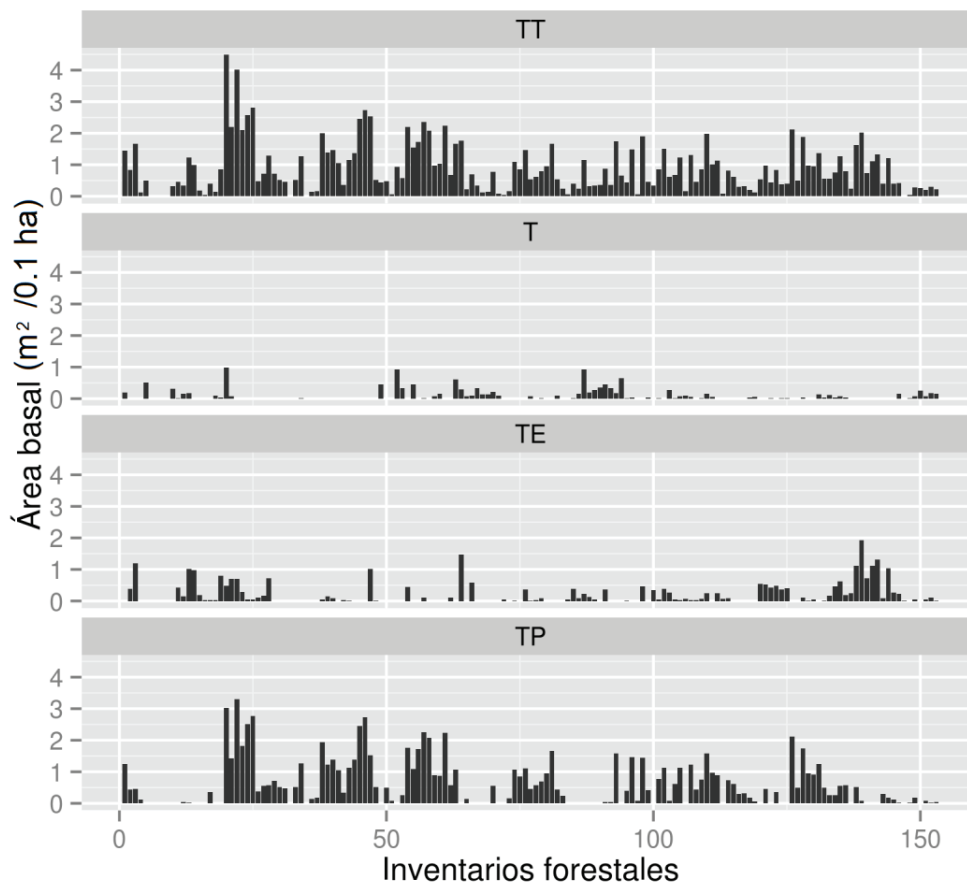


Figura 2. Aprovechamiento forestal en el área de estudio. Área basal de tocones por parcela ( $m^2/0.1$  ha) ( $n=153$ ). TT = tocones totales, T = tocones de latifoliadas diferentes a encinos, TE = tocones de encino y TP= tocones de pino.

La presencia de mayor área basal removida de encinos se asocia también a una gran cantidad de individuos retirados de este género con diámetros que van de 10 a 30 cm. El mismo patrón se observó con los tocones de otras latifoliadas diferentes a encino (T). En cambio para los pinos la mayor área basal no siempre se relaciona con un mayor número de individuos removidos, sino con la extracción de individuos con diámetros mayores (mayores a 40 cm) (Fig. 2 y 3).

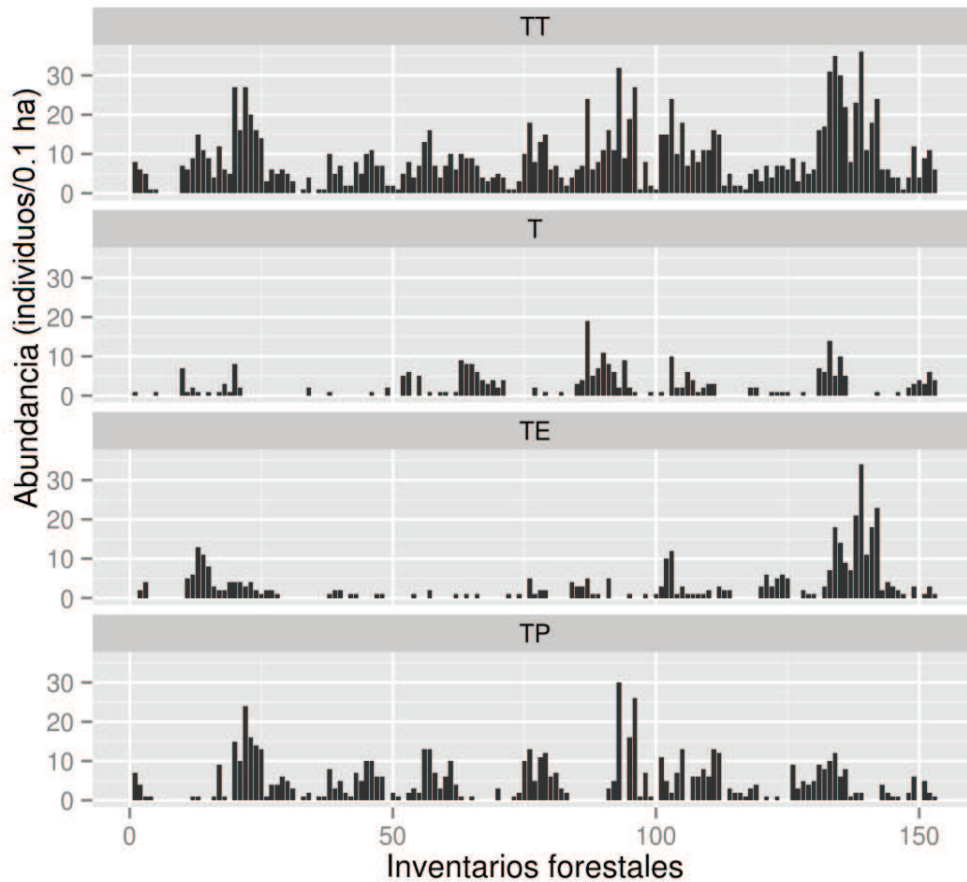


Figura 3. Aprovechamiento forestal en el área de estudio. Abundancia de tocones por parcela (individuos/0.1 ha) (n = 153). TT = tocones totales, T = tocones de latifoliadas diferentes a encinos, TE = tocones de encino, y TP= tocones de pino.

El diámetro y la abundancia de tocones muestran mayor extracción de pinos (TP) en relación con los otros dos grupos. Los pinos que se extraen con más frecuencia son de 20 a 70 cm de DAP. En el caso de los encinos, el aprovechamiento es más frecuente en diámetros de 20 a 30 cm. El promedio de corte por sitio es de siete pinos con un área basal de 0.91 m<sup>2</sup>/0.1 ha y de dos encinos con un área basal de 0.19 m<sup>2</sup>/0.1 ha (Fig. 4).

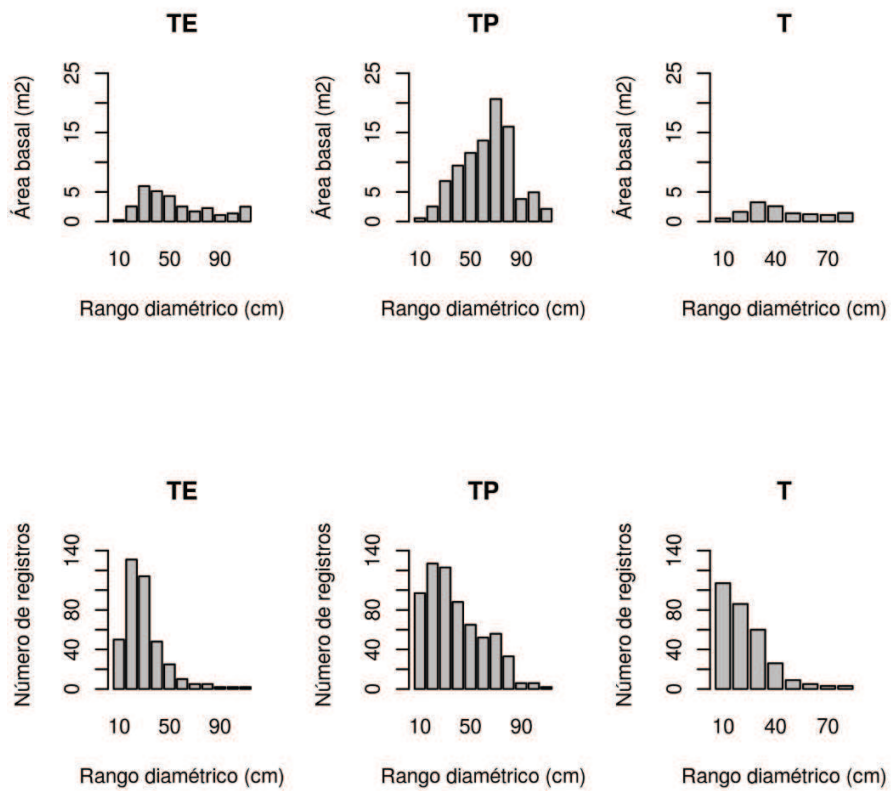


Figura 4. Estructura de tocones por grupos de extracción. Frecuencias de área basal y número de registros por rango diamétrico en los 153 inventarios forestales. TE = tocones de encino, TP= tocones de pino, T = tocones de latifoliadas diferentes a encinos.

### Dominancia de pino asociada al aprovechamiento forestal

Todos los modelos GAM presentan valores de probabilidad significativos en las relaciones analizadas entre la estructura de la corta de la vegetación y la dominancia de *Pinus spp* (cuadro 3). Se muestra una relación positiva entre la dominancia de pino y la intensidad de extracción, sin embargo, se observa una gran dispersión de los datos. (Fig. 5 y 6).



Cuadro 3. Valores de significancia mediante la suavización (smooth) de los modelos GAM para los diferentes valores estructurales de dominancia de pino (abundancia relativa y área basal relativa (%)) y la extracción medida en términos de área basal de tocones total y área basal de tocones de *Pinus* spp. en m<sup>2</sup>. GDLE = Grados de libertad estimados, GDL res = Grados de libertad residuales, UBRE score como medidas de ajuste. Family: poisson, Link function: identity. Con un índice de confianza del 95%.

Significancia aproximada de los términos de suavización (smooth) modelos GAM para dominancia de <i>Pinus</i> spp.								
Figura	Variable	GDLE	GDL res	Chi2	Valor de P	R2 (ajus)	Devianza	UBRE score
5-a	AB relativa de <i>Pinus</i> spp. ~ AB (m <sup>2</sup> ) tocones	1.912	1.992	729.6	0.001***	0.217	18.5%	22.699
5-b	Abundancia relativa de <i>Pinus</i> spp. ~ AB (m <sup>2</sup> ) tocones	1.774	1.949	626	0.001***	0.268	23.6%	17.033
6-a	AB relativa de <i>Pinus</i> spp. ~ AB (m <sup>2</sup> ) tocones de <i>Pinus</i> spp.	1.988	2	1480	0.001***	0.359	34.2%	18.46
6-b	Abundancia relativa de <i>Pinus</i> spp. ~ AB (m <sup>2</sup> ) tocones de <i>Pinus</i> spp.	1.922	1.994	1249	0.001***	0.423	41.8%	12.922

En la figura 5 se describe la relación entre la extracción total forestal medida a través del área basal de tocones (m<sup>2</sup>) y la dominancia de *Pinus* spp. según su área basal relativa (gráfico 5a) o su abundancia relativa (gráfico 5b) en los diferentes inventarios forestales. En la figura 6 se muestra la relación entre la extracción de *Pinus* spp. y la dominancia de éste en términos de su área basal relativa (gráfico 6a) o abundancia relativa (gráfico 6b).

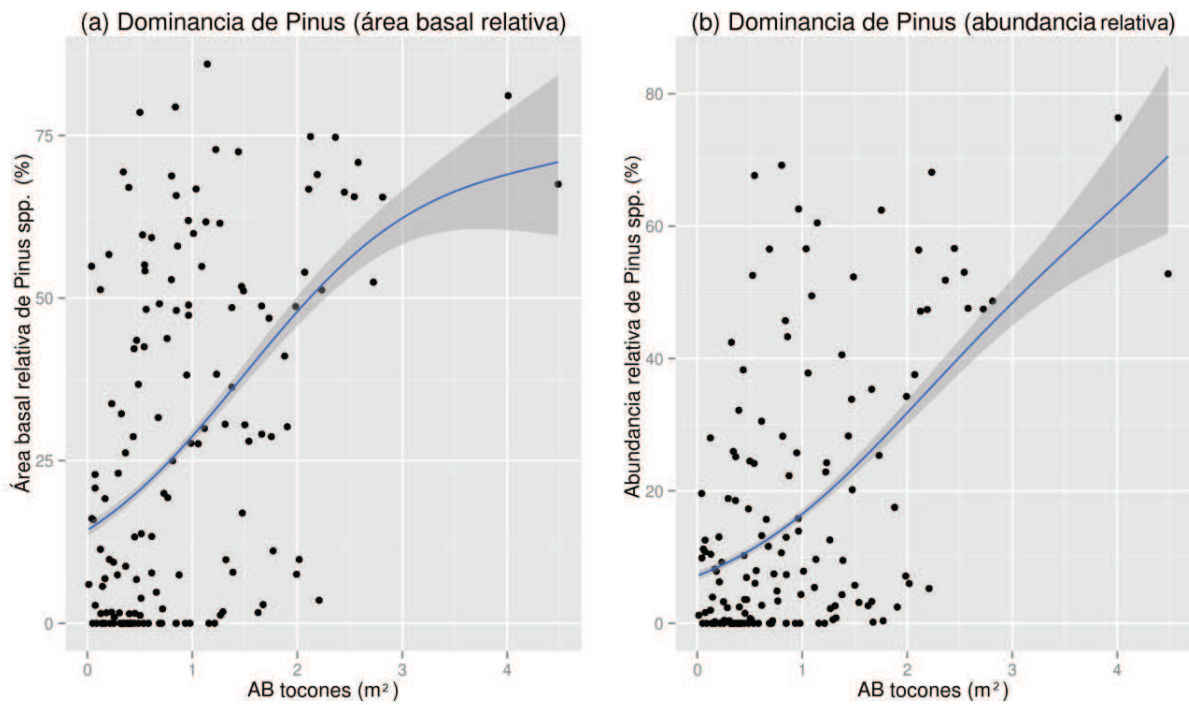


Figura 5. Modelos GAM. Dominancia de *Pinus* spp. en relación a su área basal relativa y abundancia relativa con la extracción de área basal total. AB = Área basal de tocones total en metros cuadrados.

Los gráficos de los modelos GAM (figuras 5 y 6) muestran que los sitios con mayor dominancia de pino también presentan una mayor extracción forestal. Esta relación no se presenta en todos los sitios, existe una gran variabilidad en la relación entre la dominancia de pino y el aprovechamiento forestal.

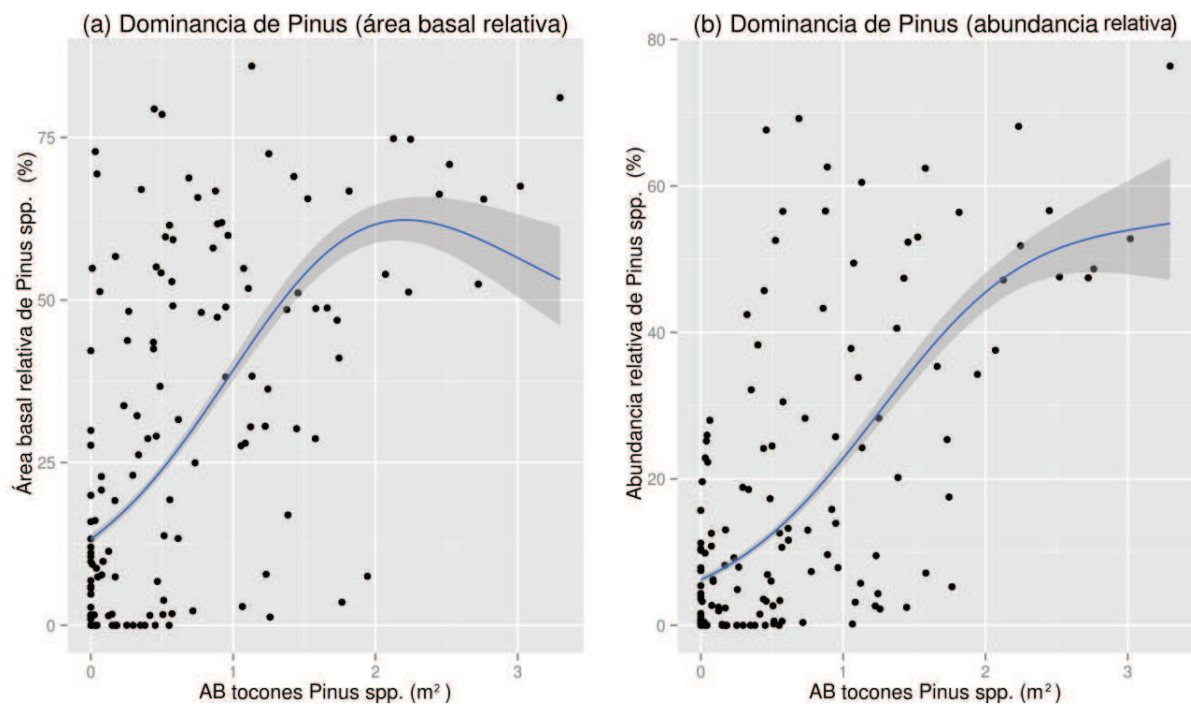


Figura 6. Modelos GAM. Dominancia de *Pinus* spp. en relación a su área basal relativa y abundancia relativa con la extracción de área basal de *Pinus* spp. AB = Área basal de tocones de *Pinus* spp. en metros cuadrados.

### Análisis de Correspondencias Canónico (CCA)

El primer y segundo eje de ordenación del análisis de correspondencia canónico explicaron el 25.4% y 16.8% de la variación de los datos en los inventarios. El primer eje se asoció con el porcentaje de tocones de pinos y el segundo con tocones de otras latifoliadas. La variabilidad de los componentes vegetales en el conjunto de los inventarios forestales explicada por la intensidad de corte (área basal de los tocones) es de 0.4930 de un total de 9.3620 en los valores de rango de inercia proporcional (cuadro 4). La intensidad de corte registrada para tocones de pino (TP) y tocones de otras latifoliadas diferentes a encinos (T) se encuentra más correlacionada con la ordenación de los sitios, mientras que la intensidad de corte asociada a TE presenta una menor correlación. Esto se puede ver por la longitud de las flecha de cada variable incorporada en el gráfico (figura 7).

Cuadro 4. Resultados del análisis de correspondencia canónica, se indica el rango de inercia proporcional y los eigenvalues de los ejes restringidos

Rango de Inercia Proporcional			
	Eje 1	Eje 2	g.l.
Devianza restringida	0.4930	0.526	3
Devianza no restringida	8.8690	0.9474	91
Total	9.3620	1.0000	

La extracción de pino también se asoció con los valores más altos en el índice de valor de importancia de *Pinus* spp (Figura 7). Las especies representativas de los extremos de la distribución del gradiente relacionado a la corta de encinos (grupo TE) fueron *Zanthoxylum melanostictum*, *Viburnum hartwegii*, *Quercus sapotifolia* y para los sitios donde es mayor la extracción de otras latifoliadas diferentes a encinos (grupo T) *Rhacoma standleyi*, *Zanthoxylum foliolosum* y *Fuchsia paniculata*. Las especies que se registran en esto dos últimos gradientes se consideran de estados sucesionales tardíos e intermedios y corresponden a árboles pequeños comunes del interior del bosque. Los gradientes representados por las diferentes formas de uso (tala de *Pinus* spp =TP, tala de *Quercus* spp. = TE y tala de otras latifoliadas diferente a *Quercus* spp. = T) se encuentran poco correlacionados entre sí, esto se puede inferir dado la separación de la flechas que los representan en el gráfico.

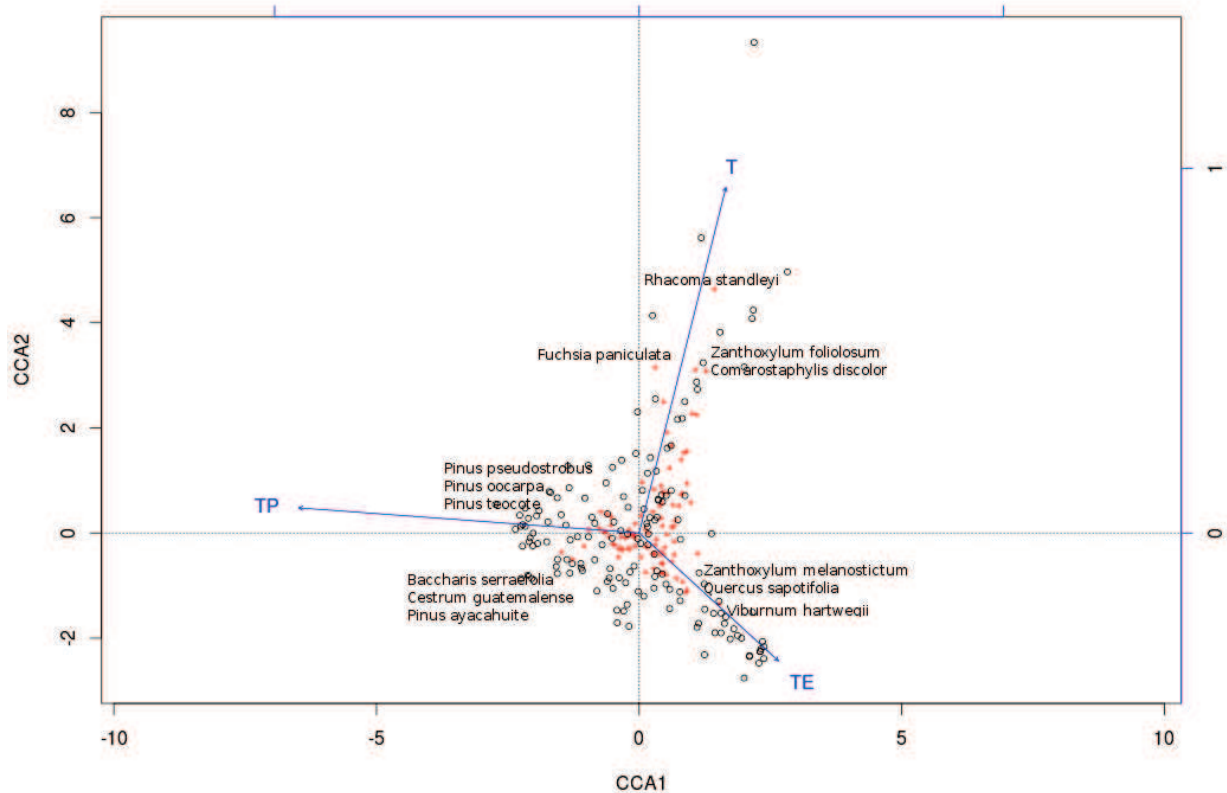


Figura 7. CCA tomando en cuenta las diferentes formas de extracción y el índice de valor de importancia de las especies. TP= tocones de pino, TE= tocones de encino, y T= tocones de latifoliadas diferentes a *Quercus* spp. Los símbolos en el grafico + = inventarios forestales y o = especies.

## DISCUSIÓN

### Patrones de uso forestal a través de la tala selectiva

La región de Los Altos, históricamente se ha caracterizado por ser de economía campesina (Aubry 1998; Viqueira y Ruz 2004). El uso del bosque para la obtención de materias primas es un recurso esencial para esta población. La forma de aprovechamiento forestal maderable de este, es través de la tala selectiva (Cortina et al. 2008). Esta forma de extracción forestal genera un disturbio diferente en el bosque al

que se produce cuando se realiza agricultura o extracción forestal comercial, el proceso sucesional, las condiciones abióticas y las respuestas bióticas a la forma de disturbio determinan la composición y estructura de la vegetación a largo plazo (Orwing y Abrams 1999, Mathews 2011). Nuestros resultados muestran que los patrones de extracción son muy variados en cuanto a la estructura de corte en Los Altos de Chiapas, sin embargo se relaciona con el producto que se desee extraer ya sea leña o madera para el caso de la extracción de encino o pinos respectivamente (Fig. 6). Los pinos que se extraen con más frecuencia miden de 20 a 70 cm de DAP, el 90 % de las parcelas presenta remoción de este género lo que equivale a la mayor extracción de área basal (Fig. 2 y 4). En el caso de los encinos, el aprovechamiento es más frecuente en diámetros de 20 a 30 cm, siendo estos árboles jóvenes o rebrotes de árboles viejos.

Se han descrito cambios en la estructura y composición del bosque de esta región por disturbios de apertura de claros relacionado a la roza, tumba y quema, se observa que este tipo de disturbio da lugar a una “pinarización” del paisaje, ya sea por empobrecimiento en la composición de la vegetación o por un estadio sucesional inicial del bosque (González-Espinosa et al. 1995, 2008; Ramírez-Marcial et al. 2001; Galindo-Jaimes et al. 2002; Cayuela et al. 2006; Golicher y Newton 2007). Nuestros resultados muestran que el uso selectivo genera pinares solo si la extracción de área basal es mayor a 20 m<sup>2</sup>/ha, si el aprovechamiento es diversificado entre pinos, encinos y otras latifoliadas y no se generan claros grandes la composición y estructura de la vegetación es una mezcla de especies de diferentes estadios sucesionales.

Diversos estudios muestran que la extracción forestal de baja intensidad pero crónica como la tala selectiva, a largo plazo, resulta en una vegetación con estructura más homogénea, ya que los árboles grandes desaparecen del bosque (Hansen et al. 1991; Perry 1994; Jardel 1998; Carwell et al. 2007). La dinámica de corta de los encinos, genera que sean paulatinamente removidos para su uso como leña antes de que alcancen edades reproductivas. En esos mismos sitios los pinos, cuya madera es poco apreciada para leña y carbón, permanecen en los bosques secundarios hasta alcanzar tallas maderables (> 35 cm de d.a.p., más de 30 años de edad (figura 4).

El disturbio antropogénico varía tanto en intensidad como frecuencia. En los bosque más húmedos de pino-encino, el cambio en la estructura de la vegetación se da

entre otras cosas a través de la formación de claros pequeños por la caída de árboles, excepto cuando se presentan incendios (Cerano-Paredes et al 2015). En el bosque de pino-encino y mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco, los cambios en la estructura del bosque son el resultado de la explotación maderera y los incendios forestales que provocan un mosaico de áreas con claros, al cual se adaptan especies arbóreas de estados sucesionales tempranos reemplazando al bosque por matorrales y pastizales secundarios o por un bosque de pino (Jardel 1998). A través de la tala selectiva la composición de las especies es una mezcla de variedades de diferentes estadios sucesionales. Nuestros resultados muestran que en los sitios donde se extrae una mayor área basal, está relacionada a la extracción de pino, la composición del bosque se homogeniza favoreciendo el crecimiento de pino. La gran variedad de formas de aprovechamiento también se ve reflejada en la heterogeneidad en la estructura y composición de la vegetación (figura 6).

#### **Intensidad de tala asociada a la dominancia de *Pinus* spp.**

Para la región de estudio se han propuesto dos modelos teóricos que explican el aumento en la dominancia de pino en los bosque de pino-encino en Los Altos de Chiapas. El primero de estos relaciona su incremento con las capacidades adaptativas del pino a las nuevas condiciones de los sitios disturbados relacionados con la forma de uso del suelo, estos bosques “pinarizados” se encuentran degradados (Gonzalez-Espinosa et al. 1991). El segundo modelo se basa en la dinámica sucesional de este tipo de bosques y propone una ruta donde el pino domina por determinado tiempo dependiendo de la forma del disturbio, si el disturbio se modifica la ruta sucesional cambia dependiendo de las características biológicas de los componentes florísticos del sitio (Golicher y Newton 2007).

La composición florística de estos bosques descrita desde esta ruta sucesional comienza con una alta dominancia de especies pioneras, entre estas pinos y encinos. La mayor velocidad de crecimiento del pino hace que éste establezca un dosel por durante 50 a 70 años. Posteriormente el dosel es reemplazado por otras especies (González-Espinosa et al. 1991). En estados maduros los bosques de la región

estudiada se encuentran dominados por especies latifoliadas, entre ellas *Quercus* spp. La presencia de pino es baja excepto donde se presentan disturbios frecuentes o características abióticas que favorecen su desarrollo (Gonzalez-Espinosa et al 1997, Galindo-Jaimes et al. 2002, Golicher y Newton 2007, Cayuela et al. 2006).

En la tala selectiva la eliminación de individuos y la remoción de área basal genera claros que modifican la disponibilidad de luz, se incrementa la temperatura y se presenta una mayor pérdida de humedad al nivel del piso forestal, lo que beneficia el crecimiento de pinos siempre y cuando no se presenten especies de mayor grado de adaptación a las nuevas condiciones bióticas y abióticas del sitio (Bond 1989, Galindo-Jaimes et al. 2002). Lo anterior queda demostrado por nuestro modelo al mostrar una tendencia de aumento en la dominancia de pino asociada a la mayor extracción de área basal, principalmente de pinos. El disturbio crónico de baja intensidad asociado a la tala selectiva se refleja en la alta heterogeneidad en la estructura del bosque (figuras 2 y 3).

La dominancia de árboles latifoliados diferentes a *Quercus* spp. se correlacionó negativamente con el área basal de *Pinus* spp., este patrón ya había sido observado por Galindo-Jaimes et al. (2002). En bajos niveles de extracción otras especies de estadios sucesionales maduros no se ven afectadas como *Chiranthodendron pentadactylon* y *Cleyera thoides*. Cada forma de aprovechamiento condiciona la estructura y composición de las especies de la vegetación al interior del bosque (figura 7).

Un estudio previo en la región tojolabal de Los Altos de Chiapas analizó las tendencias de cambio en la densidad y área basal de pinos y encinos bajo diferentes grados de disturbio por el aprovechamiento agrícola. La simulación del modelo sucesional indicó que la abundancia relativa de pinos y encinos en el bosque puede ser entendida en función del régimen de disturbio antrópico. La escala espacial del disturbio descrito en dicho estudio se asemeja a la hecha por la roza, tumba y quema, en la cual la apertura de claros es mayor tamaño que en la tala selectiva para autoabasto. El mismo estudio señaló que en las primeras etapas de colonización, la dominancia de *Pinus* spp. es mayor, y, tiende a disminuir en etapas posteriores si el disturbio se detiene. La simulación realizada por estos autores resalta la sensibilidad de los bosques



tropicales montanos al disturbio antrópico, y la necesidad de priorizar la conservación de los remanentes de vegetación sin disturbio aparente (Golicher y Newton 2007).

En nuestros resultados se presenta una tendencia hacia una mayor presencia de pino al aumentar la intensidad de uso. Dentro de nuestro universo de muestreo la dominancia de pino (arriba de 50% del área basal relativa) se detecta en menos del 50 % de los sitios. Sin embargo, el patrón de uso de suelo ha promovido fragmentación creciente de las áreas forestales en la región (Ochoa-Gaona et al. 2004, Cayuela et al. 2006). Aunque en algunos casos se reportan áreas en proceso de recuperación de la cobertura forestal, (Vaca et al. 2011; Cortina et al. 2012) por lo general se aprecia una degradación de la estructura de la vegetación en términos del empobrecimiento florístico y funcional en los cada vez más escasos fragmentos de bosques (Ramírez-Marcial et al. 2001; Ochoa-Gaona et al. 2004; González-Espinosa et al. 2009, 2012).

Algunas políticas gubernamentales vigentes en el ramo forestal en Chiapas y en el resto del país favorecen el establecimiento de plantaciones forestales monoespecíficas con el fin de mantener los recursos maderables (Fernández-Pérez et al. 2013). Por esta razón, en diversas localidades de Chiapas y en otros estados del país, se realizan planes de reforestación con fines de conservación utilizando solo algunas especies de pinos y cipreses mexicanos, en lugar de favorecer un uso de la diversidad vegetal dentro de los bosques. Esta carencia de acciones directas de promoción de la diversidad de árboles nativos incrementa la degradación de los ecosistemas forestales, provocando la pérdida de hábitat para numerosos organismos. Desde la perspectiva de manejo sustentable, nuestros resultados aportan evidencia de que aún se está lejos de alcanzar la meta de buen manejo de los bosques en la región. Los patrones de sustitución de unas especies por otras a lo largo de gradientes de dominancia de *Pinus* se relacionan con una pérdida de valoración hacia la diversidad de especies vegetales forestales en el bosque y sus recursos. Actualmente la venta de tierras es económicamente más rentable que la recuperación de los bosques, entre otras cosas por el crecimiento demográfico y la expansión de las zonas urbanas (González-Espinosa et al. 2007; Figueroa-Jáuregui et al. 2011). Aunque los resultados de nuestro estudio muestran que a pesar de la larga historia de uso de suelo y el empobrecimiento crónico de especies en la vegetación, a nivel regional aún se

mantiene gran parte de la composición de especies; a nivel local la ausencia de muchas otras especies de árboles se explica por la forma de uso forestal a través de la tala selectiva y promoción de la regeneración de especies de rápido crecimiento y mayor valor económico que tiene el pino.

## LITERATURA CITADA

- Alba-López, M.P., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Castillo-Santiago, M.A., 2003. Determinantes de la distribución de *Pinus* spp. en la Altiplanicie Central de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 73, pp. 7-15.
- Alemán-Santillán, T., 1989. Los sistemas de producción forestal y agrícola de roza. En: M.R. Parra-Vázquez, ed. 1989. *El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas: Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo*. pp. 83-151.
- Aubry, A. 1998. *San Cristóbal de Las Casas, su historia urbana, demografía y monumentos, 1528-1990*. Fray Bartolomé de Las Casas, A.C.
- Barbour, M.G., Burk, J.H., Pitts, W.D., Gilliam, F.S., Schwartz, M.W., 1999. *Terrestrial Plant Ecology*. Third Edition. Benjamin Cummings, Menlo Park, U.S.A.
- Bond, W.J., 1989. The tortoise and the hare: ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence. *Biological Journal of the Linnaean Society*, 36, pp. 227-249.
- Breedlove, D.E., 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (México). En: Graham, A., ed. *Vegetation and vegetational history of Northern Latin America*. Amsterdam: Elsevier. pp. 149-165.
- Brassard, B.W., Chen, H.Y.H., 2010. Stand structure and composition dynamics of boreal mixedwood forest: Implications for forest management. *Sustainable Forest Management Network*, Edmonton, Alberta, 19 pp.
- Calderón, A., 2012. *Territorio periurbano y conservación de áreas agrícolas y forestales en una ciudad mediana. El caso de Huitepec en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas*. Tesis Doctoral. pp. 233.
- Calderon, A., Soto Pinto, L., Estrada Lugo, E., 2012. Entre la conservación del bosque y el crecimiento de la ciudad: las localidades rurales en el espacio periurbano del Huitepec en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. *Estudios Demográficos y Urbanos*, 27 (3), pp. 739-787.
- Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M., 2002. Establecimiento temprano de árboles nativos en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas, México. *Ecosistemas*, 11(1), pp. 1-10.

- Camara de Diputados, servicio de investigación y análisis, 2003. Tenencia de la tierra. [en línea] <http://www.diputados.gob.mx/bibliot/publica/inveyana/polisoc/puebindi/4tenenci.htm> [consultado 01 agosto 2016].
- Carswell, F.E., Richardson, S.J., Doherty, J.E., Allen, R.B., Wisser, S.K. 2007. Where do conifers regenerate after selective harvest? A case study from a New Zealand conifer-angiosperm forest. *Forest Ecology and Management*, 253, 138-147.
- Cayueta, L., Rey-Benayas, J.M., Echeverría, C., 2006. Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the highlands of Chiapas, Mexico (1975-2000). *Forest Ecology and Management*, 226, pp. 208-218.
- Cayueta, L., Granzow-de la Cerda, I., Albuquerque, F.S., Golicher, J.D., 2012. Taxonstand: An R package for species names standardization in vegetation databases. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(6), pp. 1078-1083.
- Coleman, B.D., Mares, M.A., Willig, M.R., Hsieh, Y. 1982. Randomness, area and species richness. *Ecology*, 63, pp. 1121-1133.
- Collier, G.A., 1977. Fields of the Tzotzil: The ecological bases of tradition in Highlands Chiapas. *Human Ecology*, 5(1), pp. 86-88.
- Collier, G.A., 1994. Reforms of Mexico's Agrarian Code: Impacts on the peasantry. *Research in Economic Anthropology*, 3, pp. 105-27.
- Cortina, V.S.H., 2007. Uso de suelo y deforestación en Los Altos de Chiapas. Tesis de Doctorado. Facultad de Filosofía y Letras. UNAM.
- Cortina, V.S.H., 2008. Why some communities keep the commons in the highlands of Chiapas, Mexico. Conference paper. [en línea] <[http://iasc2008.glos.ac.uk/conference%20papers/papers/C/Cortina\\_148301.pdf](http://iasc2008.glos.ac.uk/conference%20papers/papers/C/Cortina_148301.pdf)> [Consultado 3 febrero 2014].
- Cortina, V.S., Plascencia-Vargas, H., Vaca, R., Schroth, G., Zepeda, Y., Soto-Pinto, L., Nahed-Toral, J., 2012. Resolving the conflict between ecosystem protection and land use in protected areas of the Sierra Madre de Chiapas, Mexico. *Environmental Management*, 49, pp. 649-662.
- De Jong, B.H.J., Cairns, M.A., Haggerty, P.K., Ramírez-Marcial, N., Ochoa-Gaona, S., Mendoza-Vega, J., González-Espinosa, M., March-Mifsut, I., 1999. Land-use change and carbon flux between 1970s and 1990s in Central Highlands of

- Chiapas, Mexico. *Environmental Management*, 23, pp. 373-385.
- Dirzo, R y Gutiérrez, G., 2006. Análisis de los efectos ecológicos del aprovechamiento forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano: mamíferos, plantas y sus interacciones. Universidad Nacional Autónoma de México. Hoja de cálculo SNIB-CONABIO proyecto No. BJ005. México D.F.
- Fernández-Pérez, L., Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M., 2013. Reforestación con *Cupressus lusitanica* y su influencia en la diversidad del bosque de Pino-Encino en Los Altos de Chiapas, México. *Botanical Sciences*, 91(2), pp. 207-216.
- Figueroa-Jáuregui, M.L., Ibáñez-Castillo, A., Arteaga-Ramírez, R., Arellano-Monterrosas, J.L., Vázquez-Peña, M., 2011. Cambio de uso de suelo en la cuenca de San Cristóbal de las Casas, México. *Agrociencia*, 45, pp. 531-544.
- Ford, E.D., Newbould, P.J., 1977. The biomass and production of ground vegetation and its relation to tree cover through a deciduous woodland cycle. *Journal of Ecology*, 65, pp. 201-212.
- Galindo-Jaimes, L., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P., García-Barrios, L., 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, México. *Plant Ecology*, 162 pp.259-272.
- García, E., 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, México, Offset Larios, p. 217.
- Golicher, D., Newton, A.C., 2007. Applying succession models to the conservation of tropical montane forest. En: A.C. Newton, ed, *Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: The forests of Montane Mexico and Temperate South America*. CAB International, Wallingford, Reino Unido. pp 200-222.
- González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N., Gaytán-Guzmán, P. 1991. Secondary succession in disturbed *Pine-Quercus* forest of the highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science*, 2, pp. 351-360.
- González-Espinosa, M., Ochoa-Gaona, S., Ramírez-Marcial, N., Quintana-Ascencio, P.F., 1995a. Current land-use trends and conservation of old-growth forest habitats in the highlands of Chiapas, Mexico. En: M.H., Wilson, S.A., Sander, ed. 2007, *Conservation of Neotropical Migrant birds in Mexico*. The Main Agriculture

- and Forestry Experiment Station. NSF and USFWS, Orono, pp. 190-198.
- Gonzalez-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Quintana-Ascencio, P.F., Martínez-Icó, M., 1995b. La utilización de los encinos y la conservación de la biodiversidad en Los Altos de Chiapas. Memorias de III Seminario Nacional sobre utilización de encinos. Reporte Científico UANL, Número Especial 15. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, N.L., pp. 183-197.
- González-Espinosa, M., Ochoa-Gaona, S., Ramírez-Marcial, N., Quintana-Ascencio, P.F., 1997. Contexto vegetacional y florístico de la agricultura. En: M.R. Parra Vázquez y B.M. Díaz Hernández, ed. Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas. pp 85-117.
- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial N., Ruiz-Montoya, eds., 2005. Diversidad biológica en Chiapas. México. Plaza y Valdés.
- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Galindo-Jaimes, L., 2006. Secondary succession in Montane Pine-Oak fores of Chiapas, Mexico. Ecological Studies, 185. En: M. Kappelle, ed. Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. pp. 209-221.
- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A., Rey-Benayas, J.M., 2008. Restauración de bosques en montañas tropicales de territorios indígenas de Chiapas, México. En: M. González-Espinosa, J.M. Rey-Benayas y N. Ramírez-Marcial, eds., Restauración de bosques en América Latina, 2008. Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas y editorial Mundi-Prensa, México. pp. 137-162.
- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Galindo-Jaimes, L., Camacho-Cruz, A., Golicher, D., Cayuela, L., Rey-Benayas, J.M., 2009. Tendencias y proyecciones del uso de suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México. Investigación ambiental, 1(1), pp. 40-53.
- González-Espinosa, M., Meave, J.A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., Lorea-Hernández, F.G., Ibarra-Maríaquez G. 2012. Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. Ecosistemas, 21(1-2), pp. 36-52.

- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N. 2013. Comunidades vegetales terrestres. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). La Biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado, Volumen II. ISBN: 978-607-7607-76-2. pp. 21-42. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). La Biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado, Volumen II. ISBN: 978-607-7607-76-2.
- Hansen, A.J., Spies T.A., Swanson F.J., Ohmann J.L., 1991. Conserving biodiversity in managed forests: lessons from natural forests. *BioScience* 49, 382-392.
- Huston, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 104, pp. 501–528.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2010. Censo de población y vivienda 2010. INEGI. <<http://www.inegi.org.mx/est/contenidos/proyectos/ccpv/cpv2010/>>[Consultado 15 marzo 2014].
- Jardel, E.J. 1998. Efectos ecológicos y sociales de la explotación maderera de los bosques de la Sierra de Manantlán, pp. 231-251. En: Ávila, R., J.P. Emphoux, L.G. Gastélum, S. Ramírez, O. Schöndube y F. Valdez (Eds.). *El Occidente de México: arqueología, historia y medio ambiente. Perspectivas regionales. Actas del IV Coloquio Internacional de Occidentalistas*. Universidad de Guadalajara / Instituto Francés de Investigación Científica para el Desarrollo en Cooperación (ORSTOM). Guadalajara, Jal
- Leathwick, J.R., Elith, J., Francis, M.P., Hastie, T., Taylor, P., 2006. Variation in demersal fish species richness in the oceans surrounding New Zealand: an analysis using boosted regression trees. *Marine Ecology Progress Series*, 321, pp. 267-281.
- Mathews A., 2011. *Instituting Nature: Authority, expertise, and power in Mexican forests*. Massachusetts Institute of Technology, pp 303.
- Montoya-Gómez, G., 1995. El subsector forestal en Los Altos de Chiapas: frontera de recursos en vías de extinción. En: M.R. Parra, B.M. Díaz-Hernández. Eds. *Los Altos de Chiapas: Agricultura y Crisis Rural*. Tomo II. ECOSUR, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. pp. 1-22.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg., 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*.

- John Wiley, Nueva York. p. 547.
- Perry, D.A., 1994. Forest ecosystems. Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland, USA.
- Ochoa-Gaona, S., González-Espinosa, M., 2000. Land-use and deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Applied Geography*, 20, pp. 17-42.
- Ochoa-Gaona, S., González-Espinosa M., Meave, J.A., Bon, V.S., 2004. Effect of forest fragmentation on the woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 13, pp. 867-884.
- Oksanen, J., 2013 Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>.
- Orwing, D.A., Abrams, M.D., 1999. Impacts of early selective logging on the dendroecology of an old-growth, bottomland hemlock-white pine-northern hardwood forest on the Allegheny Plateau. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 126(3), pp 234-244 [en línea] <http://www.personal.psu.edu/agl/Impacts%20of%20Early%20Selective%20Logging.pdf> [consultado 25 de junio 2015)
- Quintana-Ascencio, P.F., González-Espinosa, M., 1993 Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de Pino-Encino de Los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana*, 21, pp. 43-57.
- Ramírez-López, J.M., Ramírez-Marcial N., H.S. Cortina-Villar, H.S., Castillo-Santiago M.A., 2012. Déficit de leña en comunidades cafetaleras de Chenalhó, Chiapas. *Ra Ximhai*, 8,27-39
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M., Williams-Linera, G., 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forest in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology & Management*, 154, pp. 311-326.
- R Development Core Team. 2005. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna (<http://www.R-project.org>).
- Rivera Cordero, A., 2011. Cuando los árboles no dejan ver el bosque: efectos de los monocultivos forestales en la conservación de la biodiversidad. *Acta Biológica Colombiana*, 16(2). [en línea]



- <http://www.revistas.unal.edu.co/index.php/actabiol/article/view/19279> [consultado 05 Agosto 2016]
- Rosenzweig, M.L., 1995. *Species Diversity in Time and Space*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rus, J., 2012. El ocaso de las fincas y la transformación de la sociedad indígena de Los Altos de Chiapas, 1974-2009. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*, México, Limusa, p. 432.
- Vaca, R.A., Golicher, D.J., Cayuela, L., 2011. Using climatically based random forests to downscale coarse-grained potential natural vegetation maps in tropical Mexico. *Applied Vegetation Science* 14, pp. 388-401.
- Vaca RA, Golicher DJ, Cayuela L, Hewson J, Steininger M (2012) Evidence of Incipient Forest Transition in Southern Mexico. *PLoS ONE* 7(8): e42309. doi: 10.1371/journal.pone.0042309.
- Van der Maarel, E., 1988. Species diversity in plant communities in relation to structure and dynamics. En: M.J.A. Werger, P.J.M. Van der Aart, H.J. Dusing, J.T.H. Verhoeven, eds., *Diversity and pattern in plant communities*. SPB Academic Publishing, The Hague, pp 1–14.
- Viqueira, J.R., Ruz, M.H. eds. 2004. *Chiapas, los rumbos de otra historia*. Universidad Nacional Autónoma de México. p. 508.
- Wilson, S.D., Tilman, D. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology*, 74, pp. 599–612.

## Anexo

Apéndice 1. Listado de especies registradas en los inventarios forestales y sus atributos ecológicos.

Familia	Especie	Autor	Estado sucesional	Forma de vida	Estrato	
Actinidiaceae	<i>Saurauia oreophila</i>	Hemsl.	intermedia	árbol	interior	
	<i>Saurauia scabra</i>	(Kunth) Dietrich	temprana	árbol	interior	
Anacardiaceae	<i>Rhus schiedeana</i>	Schltl.	intermedia	arbusto	arbustivo	
Aquifoliaceae	<i>Ilex quercetorum</i>	I.M. Johnst.	Tardía	árbol	interior	
Araliaceae	<i>Oreopanax arcanus</i>	I.M. Johnst.	Tardía	árbol	interior	
Araliaceae	<i>Oreopanax xalapensis</i>	A.C. Sm.	intermedia	árbol	interior	
Asteraceae	<i>Ageratina ligustrina</i>	(DC.) R.M. King & H. Rob.	temprana	arbusto	arbustivo	
	<i>Ageratina mairetiana</i>	(DC.) R.M. King & H. Rob.	temprana	arbusto	arbustivo	
	<i>Baccharis serraefolia</i>	DC.	temprana	arbusto	arbustivo	
	<i>Baccharis vaccinioides</i>	Kunth	temprana	arbusto	arbustivo	
	<i>Clibadium arboreum</i>	Donn. Sm.	temprana	arbusto	arbustivo	
	<i>Critoniadelphus nubigenus</i>	(Benth.) R.M. King & H. Rob.	Tardía	árbol	interior	
	<i>Senecio acutangulus</i>	Hemsl.	Tardía	herbacea perenne	interior	
	<i>Senecio cobanensis</i>	J.M. Coult.	Tardía	árbol	interior	
	<i>Verbesina perymenoides</i>	Sch.Bip. ex Klatt	temprana	arbusto	arbustivo	
	<i>Vernonia leiocarpa</i>	DC.	temprana	arbusto	arbustivo	
	<i>Vernonia polypleura</i>	S.F. Blake	intermedia	árbol	interior	
	Betulaceae	<i>Alnus acuminata</i>	Kunth	temprana	árbol	dosel
	Buddlejaceae	<i>Buddleja cordata</i>	Kunth	temprana	árbol	interior
	Caprifoliaceae	<i>Viburnum elatum</i>	Benth.	temprana	arbusto	arbustivo
<i>Viburnum hartwegii</i>		Benth.	intermedia	árbol	interior	
<i>Viburnum jucundum</i>		Benth.	intermedia	árbol	interior	
Celastraceae	<i>Rhacoma standleyi</i>	(Lundell) Standl. & Steyerm.	Tardía	árbol	interior	
	<i>Wimmeria montana</i>	Lundell	Tardía	árbol	dosel	
Clethraceae	<i>Clethra occidentalis</i>	Kuntze	Tardía	árbol	interior	
	<i>Clethra oleoides</i>	L.O. Williams	Tardía	árbol	interior	
Cornaceae	<i>Cornus disciflora</i>	Moc. & Sessé ex DC.	intermedia	árbol	interior	
	<i>Cornus excelsa</i>	Kunth	temprana	árbol	interior	
	<i>Nyssa sylvatica</i>	Marshall	intermedia	árbol	interior	

Familia	Especie	Autor	Estado sucesional	Forma de vida	Estrato
Corylaceae	<i>Ostrya virginiana</i>	K. Koch	temprana	árbol	interior
Cupressaceae	<i>Cupressus lusitanica</i>	Mill.	temprana	árbol	dosel
	<i>Juniperus deppeana gamboana</i>	(Martínez) R.P. Adams	temprana	árbol	dosel
Cyatheaceae	<i>Cyathea fulva</i>	Fée	tardía	helecho	interior
Dicksoniaceae	<i>Lophosoria quadripinnata</i>	(J.F. Gmel.) C. Chr. in Skottsbo.	tardía	helecho	interior
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i>	Kunth	temprana	árbol	dosel
	<i>Comarostaphylis discolor</i>	(Hook.) Diggs	Intermedia	arbusto	arbustivo
Fagaceae	<i>Quercus candicans</i>	Née	intermedia	árbol	dosel
	<i>Quercus crassifolia</i>	Bonpl.	intermedia	árbol	dosel
	<i>Quercus crispipilis</i>	Trel.	temprana	árbol	dosel
	<i>Quercus laurina</i>	Bonpl.	intermedia	árbol	dosel
	<i>Quercus rugosa</i>	Née	temprana	árbol	dosel
	<i>Quercus sapotifolia</i>	Liebm.	temprana	árbol	dosel
	<i>Quercus segoviensis</i>	Liebm.	temprana	árbol	dosel
Flacourtiaceae	<i>Olmediella betschleriana</i>	Loes.	tardía	árbol	interior
	<i>Xylosma flexuosa</i>	(Kunth) Hemsl.	intermedia	arbusto	arbustivo
Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i>	Benth.	intermedia	árbol	interior
Hamamelidaceae	<i>Liquidambar styraciflua</i>	L.	temprana	árbol	dosel
Lauraceae	<i>Litsea glaucescens</i>	Kunth	intermedia	arbusto	arbustivo
	<i>Litsea neesiana</i>	Hemsl.	intermedia	arbusto	arbustivo
	<i>Persea americana</i>	Mill.	intermedia	árbol	interior
	<i>Persea donnell-smithii</i>	Mez	tardía	árbol	dosel
Melastomataceae	<i>Miconia glaberrima</i>	Naudin	intermedia	arbusto	arbustivo
	<i>Miconia oligotricha</i>	Naudin	tardía	árbol	interior
Meliosmaceae	<i>Meliosma dentata</i>	Urb.	tardía	árbol	interior
Mimosaceae	<i>Acacia angustissima</i>	(Mill.) Kuntze	temprana	arbusto	arbustivo
Myricaceae	<i>Myrica cerifera</i>	L.	temprana	arbusto	arbustivo
	<i>Ardisia venosa</i>	Mast. ex Donn.Sm.	tardía	árbol	interior
	<i>Myrsine juergensenii</i>	(Mez) Ricketson & Pipoly	tardía	árbol	interior
	<i>Parathesis sessilifolia</i>	Donn. Sm.	tardía	árbol	interior

Familia	Especie	Autor	Estado sucesional	Forma de vida	Estrato
Olacaceae	<i>Ximenia americana</i>	L.	intermedia	árbol	interior
Onagraceae	<i>Fuchsia paniculata</i>	Lindl.	intermedia	árbol	interior
Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia tepezapote</i>	Schltld. & Cham.	tardía	árbol	interior
Pinaceae	<i>Pinus ayacahuite</i>	C. Ehrenb. ex Schltld.	intermedia	árbol	dosel
	<i>Pinus devoniana</i>	Lindl.	temprana	árbol	dosel
	<i>Pinus montezumae</i>	Lamb.	temprana	árbol	dosel
	<i>Pinus oocarpa</i>	Schiede	temprana	árbol	dosel
	<i>Pinus pseudostrobus</i>	Lindl.	temprana	árbol	dosel
	<i>Pinus pseudostrobus apulcensis</i>	(Lindl.) Shaw	temprana	árbol	dosel
	<i>Pinus tecunumanii</i>	F. Schwerdtf. ex Eguiluz & J.P. Perry	temprana	árbol	dosel
	<i>Pinus teocote</i>	Schied. ex Schltld. & Cham.	temprana	árbol	dosel
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	R. Br. ex Roem	intermedia	árbol	interior
Rhamnaceae	<i>Rhamnus sharpii</i>	M.C. Johnst. & L.A. Johnst.	intermedia	árbol	interior
Rosaceae	<i>Crataegus mexicana</i>	Moc. & Sessé ex DC.	temprana	árbol	interior
	<i>Crataegus pubescens</i>	C. Presl	temprana	árbol	interior
	<i>Holodiscus argenteus</i>	(Pursh) Maxim.	intermedia	arbusto	arbustivo
	<i>Prunus rhamnoides</i>	Koehne	tardía	árbol	interior
	<i>Prunus serotina</i>	Ehrh.	temprana	árbol	interior
Rubiaceae	<i>Randia aculeata</i>	L.	intermedia	árbol	Interior
Rutaceae	<i>Zanthoxylum foliolosum</i>	Donn. Sm.	intermedia	arbusto	arbustivo
	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	Schltld. & Cham.	tardía	árbol	interior
Solanaceae	<i>Cestrum guatemalense</i>	Francey	intermedia	arbusto	arbustivo
	<i>Lycianthes purpusii</i>	(Brandege) Bitter	tardía	arbusto	arbustivo
	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	Larreat	tardía	árbol	interior
	<i>Styrax argenteus</i>	C. Presl	tardía	árbol	interior
	<i>Styrax magnus</i>	Lundell	tardía	árbol	interior
Symplocaceae	<i>Symplocos limoncillo</i>	Bonpl.	tardía	árbol	interior
Theaceae	<i>Cleyera theoides</i>	Choisy	intermedia	árbol	interior
	<i>Ternstroemia lineata</i>	DC.	tardía	árbol	interior
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis selerorum</i>	Gilg	tardía	árbol	interior
Verbenaceae	<i>Lippia umbellata</i>	Cav.	temprana	árbol	interior
Winteraceae	<i>Drimys granadensis</i>	L. f.	tardía	árbol	interior